Holz und Mark

an den

Grenzen der Jahrestriebe.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

von

der philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

genehmigt und nebst den beigefügten Thesen öffentlich zu verteidigen

am

13. Oktober 1894

von

Eduard Jahn

aus Berlin.

Opponenten:

Herr Cand. phil. R. Kolkwitz.
Herr Cand. phil. P. Graebner.
Herr Dd. phil. J. Buchwald.

Mit 1 Tafel.

CASSEL.
Druck von Gebrüder Gotthelft.
1894.

Separat-Abdruck
aus Bot. Centralblatt 1894
Bd. LIX.

Seinen Eltern

in dankbarer Liebe gewidmet

vom

Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535723_0007

I.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen des Grenzgebietes zweier auf einander folgender Jahrestriebe sind zunächst um einer physiologischen Frage willen unternommen worden, zu deren Beantwortung man sich in letzter Zeit mehrfach auf den anatomischen Bau berufen hat. Es ist die Frage nach der Leitungsfähigkeit der verschiedenen Jahresringe.

Der Saft steigt hauptsächlich in den äusseren Lagen des Holzes aufwärts. Diese Thatsache stand fest, sobald überhaupt bekannt war, dass im Holze die Emporleitung des Wassers stattfindet. Sie geht daraus hervor, dass die inneren Stammtheile ohne Nachtheil für den Baum verkernen oder der Fäulniss anheimfallen können. Ziemlich früh suchte man auch experimentell darüber Genaueres zu erfahren. Schon Treviranus führt 1835 eine Schrift von Vanmarum „de motu fluidoris in plantis“ an,*) der in mehrjährigen Zweigen gefärbte Lösungen aufsteigen liess und dabei wahrgenommen hatte, dass der äusserste Jahrring am meisten, der zweite weniger, der dritte fast gar nicht tingirt war. Treviranus selbst hat ebenfalls Versuche in dieser Richtung gemacht und giebt in der angeführten Schrift als sein Urtheil an: „Wo die Holzsubstanz beträchtlich dick ist, muss angenommen werden, dass die Splintlagen, besonders die äusseren, es vorzugsweise sind, welche den Saft führen.“

Diese Ansicht blieb nun Jahrzehnte lang die herrschende und ging in die Lehrbücher über, bis ihr vor wenigen Jahren zunächst von Wieler**) widersprochen wurde. Er stellte die Behauptung auf, dass auch von den Jahresringen des Splints nur der letzte für die Leitung des Wassers und der Nährsalze in Betracht käme. Er allein sei ja in allen jüngsten, die Blätter tragenden Trieben vorhanden, auf ihn nur könnten sich also die von diesen ausgehenden Saugwirkungen erstrecken. Der eine Jahrring sei auch vollkommen ausreichend, die nöthigen Wassermengen zu den Stätten des Verbrauchs emporzuschaffen. Wieler war hierbei von der Voraussetzung ausgegangen, dass eine irgendwie zu berücksichtigende Verbindung, namentlich in der Längsrichtung,

---

*) Treviranus, Physiologie der Gewächse. I. 287.
**) Pringsheims Jahrbücher. XIX. p. 82.

zwischen den einzelnen Jahresringen nicht vorhanden sei. Am Ende des zweijährigen Sprosses höre der innerste, im vorangegangenen Jahre gebildete Jahrring blind auf, ebenso schliessen auch an den Grenzen der älteren Triebe die innersten Jahrringe ab. Zum ersten Male macht er also auf die anatomischen Verhältnisse aufmerksam, giebt jedoch keine Einzelheiten über die histologischen Beziehungen der neugebildeten Xylemlage zu der des vorhergehenden Jahres.

Eine Behandlung der Frage von rein anatomischen Gesichtspunkten*) erfolgte nun durch Strasburger. Um über die Verbindungen der Jahrringe an den Grenzen der Triebe Aufschluss zu erhalten, untersuchte er eine grosse Anzahl unserer einheimischen Laub- und Nadelhölzer beim ersten Austreiben der Knospen im Frühjahr. Als Ergebniss seiner Beobachtungen theilt er das Folgende mit: Die Breite eines Jahrrings nimmt nach oben hin allmählich ab. Unter der Einwirkung dieser Verjüngung sind in den obersten Theilen eines Sprosses nur noch wenige Tracheiden mit Ring- oder Spiralverdickung vorhanden, an die allein sich die jungen Primärelemente des neuen Triebes anschliessen. Der alte Jahrring steht also nur mit den ersten Ring- und Spiralgefässen des neuen in longitudinaler Verbindung. In Folge dessen spricht sich Strasburger über die Leitungsfähigkeit der verschiedenen Jahrringe folgendermassen aus: Eigentlich ist es der letzte Jahrring nur, der sich in den primären und secundären Gefässtheilen des neuen Triebes und in die Gefässtheile der transspirirenden Fläche direct fortsetzt. Jede Betheiligung älterer Jahrringe muss in radialen Bahnen vermittelt werden. Da nun, wie die anatomischen Befunde lehren, der Holzkörper vollkommener für longitudinale als für transversale Leitung eingerichtet ist, so dürfte hierdurch auch die Grenze directer Betheiligung der radial auf einander folgenden Jahresringe an der Wasserleitung bestimmt werden."

Der extremen Auffassung, die namentlich Wieler in dieser Frage vertreten hatte, zugleich auch den Auffassungen Strasburgers über den Anschluss der Jahresringe, trat nun Schwendener**) entgegen. Er gab zu, dass die Leitungsfähigkeit der inneren Splintlagen eine geringere sei. Denn selbst wenn man nur eine unbedeutende Verschmälerung des Jahresringes annehme, so müsse sich die im einjährigen Triebe wirksame Saugung nach unten in die beiden Jahrringe des zweijährigen Stammtheils fortpflanzen; an der Grenze des dreijährigen Triebes vertheile sich die Saugkraft des inneren Ringes wieder auf zwei neue, während die des äusseren keine Theilung erleide. Man erhalte so bei der Annahme einer Zweitheilung für die Leitungsfähigkeit der Jahrringe z. B. eines vierjährigen Triebes die Werthe:

IV.	III.	II.	I.	Mark
1/2	1/4	1/8	1/8	—

*) Strasburger Histologische Beiträge III. (Bau und Verrichtungen der Leitgsb.) p.506. f.

**) Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. (Berichte der Akademie der Wissenschaften. Berlin 1892. p. 14.)

Die Reihe zeigt, dass bei einer grösseren Zuspitzung des inneren Jahrrings, wodurch der überwiegende Theil der Saugung sich in den äusseren fortsetzen muss, die Werthe für die inneren Lagen noch schneller abnehmen müssen. Aber die von Strasburger gemachten Angaben über den Anschluss der Jahresringe, behauptet nun Schwendener weiter, bedürften noch der Correctur. Es finde keine Zuspitzung der Ringe statt, sondern nur eine Verschmälerung, nach Gattung und Art in verschiedenem Maasse. Die Grenzlinie zwischen den beiden innersten Jahrringen endige nach oben blind und verschwinde nicht in der Markscheide.

Der Streit über die Leitungsfähigkeit der Jahresringe hat also zu Erörterungen geführt, die vornehmlich den anatomischen Bau der Grenzregion der Triebe berühren.

Auch für andere Fragen wäre eine genaue Untersuchung des so gekennzeichneten Gebietes von Wichtigkeit. Die entstandenen Abweichungen sind eine Folge der Unterbrechung des Längenwachsthums; im Zusammenhang mit ebenderselben Unterbrechung steht im Dickenwachsthum die Bildung der Jahresringe. Vielleicht ergeben sich aus einer durchgeführten Untersuchung der Unregelmässigkeiten der einen Art Beziehungen, die für die Beurtheilung der andern maassgebend werden könnten.

In der vorliegenden Arbeit soll nun versucht werden, eine allgemeine Darstellung der morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Grenzregion zu geben. Es wurden nicht nur Knospen untersucht, sondern auch die Grenzen älterer Triebe, wo keine Veränderungen mehr eintreten. Die Abweichungen wurden nach Möglichkeit im Zusammenhang des ganzen morphologischen Aufbaues betrachtet. Die besondere Rücksicht auf die geschilderten physiologischen Fragen rechtfertigt es, dass nur das Xylem, nicht Phloem und Rinde — von Einzelfällen abgesehen — in den Kreis der Beobachtung gezogen wurden. Dagegen konnten die Veränderungen des Marks, das durch die Markstrahlen in so enger anatomischer Beziehung zum Holze steht und in dieser Gegend sehr interessante nnd wichtige Umgestaltungen erfährt, nicht unberührt gelassen werden.

II.

Morphologischer Aufbau und Abschluss eines Jahrestriebes.

Durch die Winterruhe und die Unterbrechung des Längenwachsthums sieht sich die Pflanze zur Knospenbildung genöthigt. Es ist die wichtigste äussere Umgestaltung am Ende des Jahressprosses. Sie besteht in der Anhäufung zahlreicher Blattorgane, die dadurch erreicht wird, dass die Streckung einer erheblichen Anzahl von Internodien unterbleibt. Will man demnach für die Grenzregion einen allgemeinen morphologischen Charakter angeben, so ist es der Abgang zahlreicher Blattspuren auf einem kurzen Stammtheil. Es werden sich hier alle Wirkungen im extremen Maasse zeigen, die eine ausbiegende Blattspur für den Aufbau des Holzes hat.

Welcher Art ist nun diese Wirkung? Verjüngt sich der Stamm immer, wenn aus dem Holzring Blattspuren hinausgetreten sind? Im Allgemeinen wird ein Stamm von unten nach oben spitzer. Bei mehrjährigen ist das ohne Weiteres selbstverständlich; denn während der junge Trieb sich streckt, haben die unteren, in früheren Jahren entstandenen Theile Gelegenheit, ihren Umfang durch Dickenwachsthum zu vergrössern. Auch der Durchmesser eines einjährigen Sprosses wird gewöhnlich nach der Spitze hin geringer; bisweilen ist die Verjüngung sehr auffallend, wie bei *Sambucus*, in anderen Fällen tritt sie weit weniger hervor, so bei *Aesculus* oder *Juglans*.

Bei der Verschmälerung eines Triebes brauchen Mark und Holz aber nicht gleichmässig betheiligt zu sein. Sie kann auch dadurch zu Stande kommen, dass nur das Holz an Breite verliert und das Mark sich gleich bleibt oder umgekehrt.

In der Regel wird allerdings zu gleicher Zeit das Mark nach oben hin immer schmäler und der Holzcylinder dünner, aber in einzelnen Fällen trifft man die bemerkenswerthe Abweichung, dass die Verjüngung nur auf Kosten des Markes stattfindet. Zu denjenigen Bäumen, deren Holzring sich also im Querschnitt vom Grunde des letzten Triebes bis zur Siptze gleich breit erhält, gehört *Aesculus Hippocastanum*. In schon geringerem Grade weisen dieselbe Erscheinung *Juglans*, *Acer Pseudoplatanus* u. a. auf.

Was nun den Einfluss der Blattspuren auf die Zuspitzung betrifft, so ist derselbe oft sehr deutlich erkennbar. Bei *Sambucus* z. B. bleibt in einem und demselben Internodium das Holz ziemlich gleich breit; aber oberhalb des Knotens, sobald die Spuren der beiden grossen Blätter abgegangen sind, zeigt sich eine nicht unbedeutende Verschmälerung. Bei *Aesculus* ist natürlich eine solche Wirkung auf das Holz nicht wahrzunehmen.

Offenbar ist hier der Parallelismus zwischen Dicken- und Längenwachsthum nicht ohne Bedeutung. Wenn im Frühjahr das erste Blattpaar entfaltet und das erste Internodium gestreckt ist, wird dieses während der Streckung des darauf folgenden Gliedes schon mit dem Dickenwachsthum beginnen können; ein jedes Internodium wird, je weiter es von der Spitze entfernt ist, desto mehr Gelegenheit haben, während der Streckung der anderen in die Dicke zu wachsen.

Der abweichende Bau von *Aesculus* wird nur dann zu Stande kommen, wenn gewisse Vorbedingungen erfüllt sind: ein schneller Abschluss des Längenwachsthums, relative Kürze der Jahrestriebe, geringe Anzahl der Blätter.

Die Streckung der Triebe ist bei *Aesculus* sehr schnell beendet. Schon Hugo v. Mohl*) hat über das Verhältniss zwischen Längen- und Dickenwachsthum an einer Reihe von Bäumen Versuche angestellt. Aus der Tabelle, die er mittheilt, geht hervor, dass ge-

*) Hugo v. Mohl. Ueber die Abhängigkeit des Dickenwachsthums von der physiologischen Thätigkeit der Blätter. (Botanische Zeitung. 1844.)

rade bei *Aesculus* der zeitliche Unterschied beider Wachsthumsarten am grössten ist. Während die Endknospe sich schon am 22. Juni geschlossen hatte, fiel das Maximum der Cambialthätigkeit erst in die Mitte des folgenden Monats. Der Trieb kann daher rasch nach vollendeter Streckung mit einem ziemlich gleichmässigen Holzmantel umgeben werden.

Ein ähnliches Ergebniss hatten Untersuchungen, die neuerdings Jost*) über den gleichen Gegenstand veröffentlicht hat.

Sobald mehr Blattorgane in einem Jahre erzeugt werden und die Triebe länger und schmäler sind, ist auch eine Verjüngung vorhanden, wenngleich das Längenwachsthum sich ähnlich verhält wie bei *Aesculus*. So haben Eiche und Rothbuche sich deutlich verschmälernde Jahresringe; ebenso Tanne, Fichte und Kiefer, deren Sprosse bekanntlich schon im ersten Theil des Sommers die ihnen bestimmte Länge erreichen und die Endknospe ausbilden, also sonst ganz mit *Aesculus* übereinstimmen. Bei der Kiefer ist übrigens die Abnahme nicht sehr bedeutend.

Jedenfalls kann aber, wie das Beispiel von *Aesculus* zeigt, der Einfluss abgehender Blattspuren auf die Verjüngung des Holzes durch die Art des Dickenwachsthums sehr herabgemindert werden. Dass er trotzdem vorhanden ist, beweist der Bau von *Sambucus*, *Fagus* und anderer, deren Holzring gerade an der Abgangsstelle der Blätter sich verschmälert.

Dem entsprechend erleidet der Jahrring auch in der Region der zu den Knospenschuppen gehörigen Spuren immer eine erhebliche Verjüngung. In den genannten Fällen, wo er diese Zone ungeschmälert erreicht, ist die Zuspitzung desto schroffer, weil natürlich das Dickenwachsthum in der obersten Spitze des Triebes einmal aufhören muss. Der alte Jahrring ist gewöhnlich oberhalb der Knospenschuppen so reducirt, dass auch in den günstigsten Fällen nur fünf oder sechs Lagen seiner Xylemelemente übrig bleiben. Diese treten dann mit dem neuen Frühjahrsholze in Verbindung. Hierbei ist auch noch die grössere oder geringere Ausbildung der Knospen von Bedeutung.

Man hat also bei jedem Spross, der mit einer Terminalknospe abschliesst, zu unterscheiden: 1) die Laubblattregion, in der entweder eine allmähliche oder in seltenen Fällen gar keine Verschmälerung des Holzkörpers stattfindet; 2) die Region der Knospenschuppen, in der sich immer eine sehr bedeutende Reduction des Holzes geltend macht.

Die Knospenschuppen sind unausgebildete Blätter, die in grösserer Anzahl durch Verkürzung der Internodien an einander gerückt sind. Bei einigen ist die Schuppenregion sehr kurz, die einzelnen Spuren gehen dicht über einander ab. Hier wäre wieder vor Allem *Aesculus* anzuführen. Das Holz spitzt sich bei ihm

*) L. Jost. Bemerkungen über das Dickenwachsthum der Bäume. (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. 1892.)

unter diesen Verhältnissen auf einer kurzen Strecke sehr schnell zu, ein Verhalten, das wegen der fehlenden Verschmälerung des Holzes in der Laubblattregion um so mehr auffällt. Bei andern Bäumen hat die Region der Knospenschuppen eine grössere Ausdehnung; die Spuren biegen in einiger Entfernung von einander aus. Die ganze Zone setzt sich dann deutlich sowohl gegen den oberen, wie den unteren Jahrestrieb ab und ist namentlich an der abweichenden Anordnung der Markzellen zu erkennen. Zu diesen gehören die Buche und die Ahornarten. Das Holz verschmälert sich hier unter einem spitzeren Winkel als in der Laubblattregion, aber der Gegensatz ist weniger in die Augen tretend, als bei *Aesculus*.

Eine grosse Zahl von Holzgewächsen bildet nun überhaupt keine Terminalknospen aus, sondern setzt ihren Aufbau nur durch Axillarknospen fort. Die Aeste haben hier einen sympodialen Bau. In der älteren Litteratur, als man auf die Feststellung dieser rein morphologischen Eigenthümlichkeiten noch ein grösseres Gewicht legte, haben wir mehrere Zusammenstellungen solcher Bäume. Die vollständigste findet sich in Wigands*) Buch „der Baum“.

Bei einigen Pflanzen ist ein monopodialer Bau deshalb unmöglich, weil die Achsen mit einer Blüte abschliessen; es wären hier die Platane und in gewissem Sinne auch die Weinrebe zu nennen. Bei andern sind die Triebe am Ende zu Dornen umgestaltet, so bei *Rhamnus cathartica* und *Hippophae rhamnoides*, oft auch bei *Crataegus Oxyacantha* und *Prunus spinosa*. Es werden alle oder ein Theil der Zweige durch Axillarknospen fortgesetzt.

Auffallend gross ist die Zahl derjenigen Gewächse, die, obwohl sie durch keinerlei morphologische Verhältnisse daran gehindert sind, auf die Ausbildung der Terminalknospe entweder regelmässig verzichten, oder sie so unvollkommen ausstatten, dass sie in unserem Klima gewöhnlich erfriert. Wigand führt als solche an: *Betula*, *Carpinus Betulus*, *Corylus Avellana*, *Castanea*, *Populus tremula*, alle Arten von *Salix*, *Tilia*, einzelne Arten von *Prunus*, *Robinia Pseudacacia*, *Vaccinium Myrtillus*; oft ist es der Fall bei *Pirus* und *Evonymus*, nicht selten bei *Quercus* und *Fagus*. Pflanzen mit gegenständigen Blättern unterdrücken die endständige Knospe seltener, man kann es aber bei *Syringa* sehr häufig beobachten, dass die Endknospe erfriert und statt ihrer beide Axillarknospen den Trieb gabelig fortsetzen. Fast regelmässig zeigt auch *Sambucus* dieses Verhalten, es wird aber nur eine der beiden gegenüberstehenden Axillarknospen ausgebildet.

Bei den angeführten Bäumen und Sträuchern schliesst die neugebildete Achse meist mit einem stumpfen Rudiment ab; ihre Spitze nimmt gewöhnlich die oberste Axillarknospe ein, so dass sie von dem flüchtigen Beobachter leicht für eine terminale Bildung gehalten werden kann. Bei einigen wird die Endknospe voll-

*) Wigand, der Baum. 1854. p. 90 ff. Schon vorher hatte eine ähnliche ziemlich vollständige Liste Ohlert gegeben: Linnaea 1837.

kommen mit Schuppen und Haaren ausgerüstet, erfriert aber in unserem Klima.

Nur von wenigen könnte man sagen, dass der Mangel oder die Unvollkommenheit der Terminalknospe eine Erscheinung sei, die mit den Besonderheiten unseres Klimas zusammenhängt. *Robinia* wäre wahrscheinlich in der Lage, unter einem günstigeren Himmelsstrich Gipfeltriebe zu entwickeln, *Morus* wird in unserer Gegend durch den Winter im Längenwachsthum einfach unterbrochen. Bei den meisten aber ist die Bildung der Axillarknospe eine an sich vorhandene und ebenso gesetzmässige Anpassung wie die Terminalknospe etwa bei den Coniferen. Für manche Bäume, so kann man vermuthen, ist dieser andere Weg, das vor Frost zu bewahrende Gewebe im Winter mit schützenden Hüllen zu versehen, der einfachere. Die Gipfelknospen erfordern das Vorhandensein einer grössern Zahl von Blättern, zu deren Zusammenrückung wieder entsprechend viel Internodien nicht gestreckt werden dürfen; das würde eine gewisse Regelung des Längenwachsthums nothwendig machen. Dem gegenüber sind Axillarknospen schon durch ihre Stellung in den Blattachseln mehr geschützt; sie verlangen keine weiteren Umgestaltungen. Daher übertragen viele Pflanzen einfach auf sie die Function endständiger Knospen.

Andererseits geht hieraus hervor, dass es für die physiologischen Leistungen, namentlich für die Saftleitung, den Pflanzen gleichgültig sein muss, ob ein Anschluss durch axillar oder terminal entstandene Triebe stattfindet.

III.

Anatomischer Bau.

Um über die anatomischen Veränderungen, die das Xylem am Ende des Jahrestriebs erleidet, ein Bild zu gewinnen, wird es am einfachsten sein, die Structur einer Winterknospe, ehe die Elemente des neuen Jahres sich den alten zufügen, zu beschreiben. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass das Holz in der Region der Knospenschuppen, die es ganz ungeschmälert erreichen kann, stets eine starke Zuspitzung erleidet. Andere Reductionen werden noch dadurch veranlasst, dass die ausbiegenden Bündel der Schuppen Lücken zurücklassen, in welche die breiten primären Markstrahlen eintreten. So löst sich der ursprünglich vorhandene geschlossene Ring zuletzt in einen Kreis vereinzelter kleiner Bündel auf. Diese stellen die noch vorhandenen Spuren der Knospenschuppen dar. Fig. 1 zeigt eine solche Gruppe bei *Acer Pseudoplatanus* aus einem Querschnitt innerhalb der Zone der Knospenschuppen. Sie zählt in radialer Richtung noch ziemlich viele Lagen: in höher treffenden Schnitten sind die Bündel gewöhnlich nicht mehr so breit.

Die Blattspuren sind nicht allein durch das Parenchym der Markstrahlen von einander getrennt, sondern ausserdem beiderseits von eigenthümlichen, dünnwandigen Zellen umgeben, über deren Natur uns ein tangentialer Längsschnitt aus der Knospe desselben Baumes (Fig. 4) belehrt. Die hier getroffene Xylemgruppe besteht

nur noch aus einer Radialreihe von Tracheïden. Die dünnwandigen Zellen, welche die Holzelemente überall begleiten, sehen diesen in der Gestalt ähnlich und sind nur durch den Mangel jeglicher Verdickung unterschieden. Wie der Querschnitt auf Fig. 3 zeigt, verstärken sich ihre Wände noch nachträglich, ähnlich denjenigen der Markstrahlzellen. Man findet sie mehr oder minder zahlreich und deutlich immer in der Nähe der Knospenschuppen; in auffallender Menge begleiten sie namentlich die letzten Holzelemente von *Aesculus*. Aehnliche dünnwandige, wenn oft weniger gestreckte Zellen treten auch immer im Gefolge der primären Ring- und Spiralgefässe auf; in Fig. 3 sieht man sie auch zwischen dem Frühlingsholz des zweiten Jahrrings liegen, das sich an die kleine Gruppe enger Tracheïden, den letzten Rest des vorjährigen Holzes, angeschlossen hat.

Bei der Auflösung in einzelne schmale Gruppen, die den alten Jahrring ausser der Verschmälerung trifft, ist es natürlich sehr schwierig, einen radialen Längsschnitt zu erhalten, der gerade die wenigen Reihen des Bündels möglichst in ihrer ganzen Breite trifft und den Anschluss an den nächsten Trieb zeigt. Gewöhnlich weicht der Schnitt, selbst wenn das Bündel gut getroffen ist, an irgend einer Stelle von dessen Richtung ab und geräth in die breiten Markstrahlen, oder man hat eine Spur der unteren Knospenschuppen getroffen, die vorher nach aussen abbiegt. Denn nur wenige von den Strängen sind es, die wirklich zu den sechs oder mehr Spuren der Primärbündel im jungen Meristem emporführen. Dazu verlaufen sie in dieser Region nicht so gerade wie die der Laubblätter. Hier sind die Verschränkungen, die bekanntlich beim Austritt zwischen den Bündeln der abgehenden und neu sich bildenden Blattspuren gewöhnlich stattfinden, wegen der Verkürzung der Internodien so häufig, dass eine netzartige Verbindung der einzelnen Stränge stattfindet und fast ein jeder etwas schräg in tangentialer Richtung emporsteigt (vergl. Fig. 4). So ist es kaum möglich, einen Längsschnitt zu erhalten, der eine Spur bis in die jungen Procambiumstränge der Knospe zu verfolgen erlaubt. Man wird, um nicht durch schlechte Schnitte eine falsche Vorstellung über die Anschlussverhältnisse zu erhalten, sich zunächst immer durch sorgfältige successive Querschnitte über den Verlauf unterrichten müssen.

So viel über die histologische Vertheilung der Holzzellen in der uns beschäftigenden Zone. Was nun die Structur der einzelnen Elemente betrifft, so liegen darüber schon einige Angaben in der Litteratur vor. So giebt Frank*) für die Eibe, deren Knospen er untersucht hatte, an: „Der Holzkörper besteht in der Region der Knospenschuppen nur aus sehr kurzen, eng cylindrischen, meist aber weiteren, unregelmässig spindelförmigen ovalen bis rundlichen Zellen. Die sämmtlichen Organe besitzen hier nur netzförmige Verdickungsschichten, zwischen denen die Membran

*) Frank, Ein Beitrag zur Kenntniss der Gefässbündel. (Botanische Zeitung. 1864.)

häufig Tüpfel trägt. Bis zu eigentlichen Spiralfaserbildungen erheben sie sich nirgends mehr.“ Auch er hebt bei *Taxus* das Vorkommen zartwandiger Zellen hervor. Ueber die Knospen der Eiche, die derselbe Autor untersucht hat, sagt er: „Der Holzkörper besteht dort lediglich aus einfachen, spindelförmigen, mit freien Enden an einander liegenden Zellen, deren Weite nur etwa die Hälfte derjenigen der Holzfasern in der Laubblattregion beträgt. Die Verdickungsschichten bilden durchgängig höchst eng aufgewundene, nicht abrollbare Spiralfasern, die nur selten durch wenige Querleisten schwach netzförmig verbunden erscheinen.“ Frank meint deshalb, man könne die Laubblatt- und Knospenschuppen-Region auch geradezu als gefässführende und gefässlose Region des Stammes unterscheiden.

Weitere Angaben finden sich, wie schon Eingangs erwähnt wurde, bei Strasburger, der den Anschluss der Jahresringe an den Grenzen der Triebe zuerst anatomisch untersucht hat. „Es stellt sich als der gewöhnliche Fall heraus,“ sagt er an der angegebenen Stelle*), „dass sich der Holzring des vorjährigen Sprosses nach oben zu verjüngt und mit dem verjüngten Ende in die Primanen des neuen Sprosses übergeht. Dabei erfährt der Holzkörper, indem er sich an seinem Scheitel verjüngt, eine Veränderung. Bei den Coniferen sieht man die Tracheïden sich verengen, die Hoftüpfel sich in die Quere strecken und so zu treppenartigen Wandverdickungen führen, die am Grunde des neuen Sprosses in schraubenartige übergehen. Diese setzen sich innerhalb der Primanen fort. Bei den Dicotylen ist während der Verjüngung des Jahrrings eine Abnahme und schliessliches Verschwinden aller Elemente bis auf die Gefässe zu constatiren. Diese nehmen aber an Weite ab, vermehren sich zugleich oft deutlich und gehen durch quergetüpfelte Mittelformen in schraubenförmige Gefässtracheïden über, die sich in die Vasalprimanen des neuen Sprosses fortsetzen.“

Beide Angaben stimmen ungefähr überein; unter den Gefässtracheïden Strasburgers sind wohl die Tracheïden zu verstehen, die Frank bei der Eiche beschreibt.

Man muss hier, wie auch Strasburger andeutet, verschiedene Zonen unterscheiden, die sich in der Knospenregion der meisten Dicotylen- und Coniferenhölzer finden.

Zuerst, gewöhnlich noch vor dem Austritt der zahlreichen Spuren der Knospenschuppen, bemerkt man bei den Dicotylen ein Verschwinden der Libriformzellen, Anfangs nur an der Grenze gegen den nächsten Jahrring, allmählich aber in der ganzen Breite des Holzrings. An deren Stelle sind ziemlich enge und sehr reich getüpfelte Organe getreten, die sich durch die deutlich sichtbare Resorption der Querwände als Gefässe ausweisen. Bei den Coni-

*) Nach Abschluss dieser Arbeit erschien eine neue Mittheilung von Strasburger (Hist. Beiträge V.), in der er seine früheren Angaben über den Anschluss der Jahresringe wiederholt, aber keinerlei neue Einzelheiten bringt.

feren ist es längst bekannt, dass die Tracheïden in derselben Gegend auch auf den Tangentialwänden Tüpfel erhalten, um in radiale Verbindung mit dem andern Jahrring zu treten; für die Dicotylen giebt Strasburger in dem mehrfach citirten Werke einige Beispiele. Fig. 4, Taf. I. zeigt die Vertheilung dieser Elemente bei *Acer Pseudoplatanus*.

Bei *Aesculus* gehen sie ziemlich weit hinauf; bei andern werden sie schon in den unteren Zonen, wenn das Herbstholz sich weiter verschmälert, durch ebenso enge und ebenso porenreiche Tracheïden ersetzt. Dieselben behalten entweder noch eine Strecke die gleiche Verdickung bei, wie es Fig. 4, der schon früher erwähnte Schnitt von *Acer Pseudoplatanus* darstellt, oder bekommen netzförmige, auch schraubenartige Verstärkungen, namentlich wenn sie in der Nachbarschaft des Markes liegen. In den mittleren und oberen Theilen der Region der Knospenschuppen findet man nur noch diese Tracheïden.

Bei den Coniferen tragen sie fast regelmässig netzförmige Verdickungen, sehr selten Spiralbänder. Im Querschnitt unterscheiden sich diese anders verdickten Tracheïden durch ihre zarteren Wände von den sonst bei den Nadelhölzern so dickwandigen Herbstzellen. Man kann deshalb, wenn die letzten regelmässigen Herbstzellen verschwunden sind, die zum selbigen Jahrring gehörigen Elemente nur an der unregelmässigen Anordnung, der grösseren Abplattung und der Kleinheit des Lumens erkennen.

Bei Bäumen mit besonders wohl ausgebildeten Knospen beobachtet man auch, dass noch bis hoch in die Procambiumstränge der Scheitelregion Xylemelemente ausgebildet werden, meist kurze Tracheïden mit schraubenförmigen Verdickungen. Gewöhnlich gerathen sie dadurch in den gefährlichen Bereich des noch theilungsfähigen Gewebes, das sie im Frühjahr, wenn die Vegetationskuppe rasch an Breite und Länge zunimmt, nach aussen drängt. Solche Tracheïden, völlig ausgezogen und plattgedrückt, findet man öfters in der Grenzregion älterer Triebe.

Was alle Elementarorgane am Ende des Jahresprocesses gemeinsam haben, ist zunächst die Grösse und Menge der Tüpfel in den Zellwänden. Demgemäss herrscht die netzförmige Verdickungsart vor. Zweitens zeichnet sie sämmtlich die Enge des Lumens aus. Auch das Herbstholz der Coniferen, dessen Elemente gewöhnlich nur in radialer Richtung verkürzt sind, in der tangentialen dagegen die alte behalten, besteht aus sehr englumigen Tracheïden.

Das zweite Merkmal ermöglicht es, wenigstens in der eigentlichen Knospenregion ohne Schwierigkeit zu entscheiden, welches Holz dem ersten und welches dem zweiten Jahrring angehört. Auf Fig. 7, einem Längsschnitt von *Aesculus*, sind unten Herbst- und Frühjahrsgefässe an Grösse auffallend verschieden. Es sind aber hier wie dort Gefässe, auch keine Strukturdifferenz ist vorhanden. Verfolgt man die Grenze beider Jahresringe nun weiter hinauf, so wird auch der Unterschied an Grösse immer geringer, und zwar durch allmähliche Verkleinerung der Frühjahrsorgane. Das erklärt sich daraus, dass das neugebildete Holz, welches unten rein durch

Dickenwachsthum entsteht, oben in den Bereich des Längenwachsthums geräth. Man erkennt das auch daran, dass hier als Verdickungsformen netzförmig verbundene Leisten, zu oberst auch Schraubenbänder, auftreten, wie die Tracheïden des alten Jahrrings sie ebenfalls besitzen. Aehnlich ist das Verhältniss bei *Acer Pseudoplatanus*. In Fig. 1 ist der Rest einer Blattspur innerhalb der Knospe gezeichnet, innen vom Mark, aussen vom Cambium begrenzt, seitlich von den schon beschriebenen, zartwandigen, prosenchymatischen Zellen umgeben. Fig 3 zeigt ein ähnliches Bündel, aber statt des Cambiums ist ein zweiter Jahrring vorhanden. Die in der Knospe zartwandigen Zellen aus der Umgebung der Herbsttracheïden haben sich etwas verdickt, wie ja auch die Zellen der Markstrahlen und des Markes ihre Wände verstärkt haben. Die Frühjahrsgefässe des neuen Holzes sind zwar sehr verschieden von den letzt erzeugten Elementarorganen des inneren Jahrrings, unterscheiden sich aber doch von den gewöhnlichen neugebildeten Gefässen. Denn es liegen zwischen ihnen sehr viele zartwandige Zellen, wie man sie bei *Acer* und anderen Bäumen häufig zwischen den primären Ring- und Spiralgefässen findet. Eben diese Gefässe und ihre Fortsetzungen werden ja, wenn das vorjährige Holz ganz verschwunden ist, Bestandtheile des primären Xylems. In Figur 2 ist ein Querschnitt aus einer noch höheren Region des Grenzgebietes wiedergegeben. Man sieht auch hier noch am Mark ein allerdings sehr reducirtes Bündel der im alten Jahr producirten Tracheïden liegen; der Uebergang zwischen Herbst- und Frühjahrszellen ist weit weniger schroff; das erste neugebildete Gefäss hat ein sehr enges Lumen. Man könnte zwar ungefähr angeben, welche Zellen im alten und welche im neuen Jahr erzeugt sind; aber es wäre nicht leicht, eine genaue Linie zur Abgrenzung des neuen Jahrrings zu ziehen, zumal da auch die einzelnen Blattspuren auf demselben Querschnitt sich verschieden verhalten. Während die eine noch eine deutliche Gruppe der engen Tracheïden aufweist, ist bei der andern oft keine einzige mehr zu erkennen. Bei den Coniferen, deren Frühjahrs- und Herbstholz sich mehr durch stärkere Verdickung und Abplattung als durch Grösse unterscheidet, ist die Verfolgung der Grenzlinie noch schwerer. Sie lässt sich genau nur angeben, so lange noch die normalen abgeplatteten Herbsttracheïden zu finden sind. Sobald diese durch die früher beschriebenen, netzförmig verdickten Holzzellen ersetzt worden sind, ist das einzige Merkmal des vorjährigen Holzes auf Querschnitten die Abplattung oder das etwas kleinere Lumen. Auch die regelmässige Anordnung in radialen Reihen hört bald auf, nachdem kein zusammenhängender Jahrring mehr vorhanden ist. Nur die Längendifferenz ist bedeutender. In macerirtem Holz erkennt man die Elementarorgane des vorjährigen Sprosses an ihrer verkürzten Gestalt. Je höher man also in der Region der Knospenschuppen hinaufgeht, desto mehr verwischt sich der Unterschied zwischen beiden Jahrringen, bei den Dicotylen sowohl, wie bei den Coniferen, weil die ersterzeugten Frühjahrselemente den letzten des Herbstes an Gestalt und Structur ähnlich werden.

Ueberhaupt liesse sich darüber streiten, ob die Reste des englumigen Holzes, die als innerster Bestand der wenigen primären Blattspuren in den obersten Theilen der Grenzregion vorkommen, noch dem alten Jahrring zuzurechnen sind. Der vorjährige Spross hat seine letzten Blätter in Knospenschuppen umgewandelt, die den nächsten, noch nicht ausgebildeten Trieb umschliessen. Mit der letzten Schuppe endigt daher die Achse des alten Jahres; was über ihr liegt, gehört dem neuen an. Also sind auch diejenigen Holzelemente, die etwa über der Schuppenregion erzeugt sind, dem folgenden Jahrestrieb zuzurechnen. Wenn man den Begriff des Jahrrings alseinen rein chronologischen auffassen wollte, würde man dazu geführt, am Grunde des einjährigen Triebs zwei Jahrringe zu unterscheiden. Ueberdies ist es gar nicht sicher, dass diese in den nächsten Trie hineinragenden Gruppen von Tracheïden sämmtbcihevo ih rrlmgehenden Jahre entstanden sind; nichts steht der Annahme im Wege, dass auch im Winter an warmen Tagen und namentlich im Frühjahr vor Beginn der eigentlichen Streckung aus dem Cambium Holzelemente abgeschieden werden, die, in nicht gestreckten Internodien entstanden, dann den Charakter der Herbsttracheïden haben würden.

Man wird am besten als Merkmal des Jahrrings die reihenförmige Abgrenzung der Herbstzellen gegen die Organe der neuen Vegetationszeit ansehen. Dann fällt auch das Ende des Jahrestriebes mit dem des Jahresringes zusammen. Im oberen Theil der Region der Knospen, wo der Ring sich völlig in einzelne Gruppen aufgelöst hat, verliert sich die Reihung allmählich, und die Grenzlinie wird undeutlich. Diese Region ist als Uebergangsgebiet aufzufassen, in dem die nicht wesentlich verschiedenen letzten Herbst- und ersten Frühjahrsorgane zusammentreffen.

Wenn also Schwendener behauptet, dass der Jahrring sich allerdings bei einzelnen Gattungen und Arten sehr verschmälern könne, dass aber eine eigentliche Zuspitzung nach dem Marke zu nicht stattfinde, sondern die Grenzlinie blind aufhöre, so kann man ihm nicht Unrecht geben. Aber man muss einräumen, dass unter dem Einflusse der Spuren der Knospenschuppen die Verjüngung weiter geht, als man von vornherein erwartet. Selbst in günstigen Fällen sind die Gruppen, welche den Rest des Jahrrings darstellen, selten bis zu zehn Lagen stark, häufig findet man ihn durch fünf oder noch weniger Reihen vertreten. So kommt es, dass die Grenzlinie zwar blind endigt, aber immer in einer Gegend aufhört, deren Elemente überwiegend oder ausschliesslich der sogenannten Markscheide angehören, d. h. netzförmige oder schraubenartige Verdickungen tragen.

Demnach kann man auch die Richtigkeit der Behauptung Strasburgers nicht bestreiten, dass, wenn man nur den longitudinalen Anschluss im Auge behält, die primären Elemente des nächsten Jahrestriebes allein die Fortsetzung des vorjährigen Holzkörpers bilden. Die weiten, im Dickenwachsthum entstandenen Gefässe des neuen Xylems werden niemals über den Herbsttracheïden des alten Jahrrings beginnen können.

Die bisherigen Angaben bezogen sich nur auf Terminalknospen. Die Axillarknospen, die ja von einer grossen Zahl unserer Laub- und Nadelhölzer ausschliesslich entwickelt werden, verhalten sich in Bezug auf den anatomischen Anschluss nicht anders. Der Holzcylinder des Axillarsprosses ist demjenigen der Mutteraxe seitlich angefügt; als Ansatzort dient die Lücke, die über der Abgangsstelle einer Blattspur in der Holzwand des Muttersprosses entsteht. Wenn die Axillarknospe am Ende des Triebes steht, drängt sie gewöhnlich die Hauptachse so zur Seite, dass sie als directe Fortsetzung derselben erscheint und ohne genauere Untersuchung für eine Terminalknospe gehalten wird. In den dem Muttersprosse zugewandten Theilen, innen oder bei seitlicher Befestigung oben, können ihre Elementarorgane niemals die der Hauptaxe direct fortsetzen, nach aussen aber und auf den Seiten werden die anatomischen Beziehungen namentlich endständiger Axillarknospen denen wirklicher Terminalknospen sehr ähnlich sein. In der That zeigen Längsschnitte durch die Grenzregion zweier durch axillare Verzweigung verbundener Sprosse, wenn sie nicht gerade das Holz des abbiegenden Mutterstammes treffen, ungefähr dieselbe Verschmälerung des Jahresringes und dieselben Structuränderungen der Elemente. Einen mittelbaren Beweis für die ausserordentliche Uebereinstimmung des anatomischen Baues liefert Strasburger, indem er in dem Abschnitt seines Buches, der von dem Anschluss der Terminalknospen handelt, eine Anzahl von Bäumen als Beispiele anführt, wie die Linde, die Birke und die Weide, die solche Knospen gar nicht besitzen. Er muss die Axillarknospen für terminale Gebilde angesehen haben.

Immerhin bringt aber die seitliche Anlage dieser Knospen nicht unerhebliche Unterschiede mit sich. Wenn der Hauptstamm stumpf endigt, so muss der Saft, der ja in allen Theilen aufwärts steigt, am Ende auf radialen Bahnen der einseitigen Ansatzstelle zugeleitet werden. Damit steht wohl eine Aenderung der Structur in Verbindung, die z. B. bei *Ulmus* sehr deutlich ausgeprägt ist. Man bemerkt, dass vor der Knospenregion die Libriformfasern aus dem Xylem verschwinden und an ihre Stelle sehr enge und porenreiche Gefässe treten; bei den Terminalknospen, z. B. von *Aesculus*, wurde früher auf ähnliche Vorkommnisse aufmerksam gemacht.

IV.

Der anatomische Bau bei einzelnen Gattungen und Arten.

Wir können uns, wenn wir das Verhalten der Gattungen im Einzelnen behandeln wollen, auf die Aufzählung weniger Typen beschränken. Im Grossen und Ganzen verhalten sich Coniferen wie Dicotylen ähnlich. Verschiedenheiten bringen die grössere oder geringere Ausbildung der Knospen und namentlich die Art der Verjüngung des Holzes und Markes mit sich.

Taxus baccata zeichnet sich unter den Coniferen durch sehr regelmässigen Bau aus. Die Structuränderung ist die gewöhnliche

in kurze und netzförmig verdickte Tracheïden. Der Xylemring verjüngt sich von unten an stetig und kommt oben bedeutend reducirt an. Der alte Jahrring löst sich dann in einzelne Blattspuren auf. Man sieht zugleich, sobald Tracheïden mit der erwähnten Verdickung vorhanden sind, dass diese nicht mehr in Reihen geordnet bleiben, auch die stark abgeplattete Gestalt nicht beibehalten wird. Damit ist die Zone erreicht, wo eine eigentliche Grenzlinie zwischen beiden Jahrringen nicht mehr vorhanden ist.

Abies pectinata verhält sich insofern abweichend, als das Mark hier unterhalb der Knospe sich bedeutend erweitert. Die letztgebildeten Tracheïden des alten Jahres scheinen dadurch in eine ungünstige Lage gegenüber den Wirkungen des Längen- oder Dickenwachsthums im nächsten Frühjahr zu kommen; man findet sie gewöhnlich völlig plattgedrückt, auch wenn sie noch in grösserer Zahl vorhanden sind.

Picea excelsa gleicht *Abies* in allen Stücken.

Pinus silvestris und andere Arten dieser Gattung unterscheiden sich von *Taxus*, *Picea* und *Abies* durch die geringere Verschmälerung des Jahresrings. Sie verdanken das jedenfalls dem bedeutenden Dickenwachsthum, das auch nach vollendeter Streckung stattfindet. In der Region der Knospenschuppen verjüngt sich der noch vorhandene Jahrring aber ziemlich schnell, so dass schliesslich ebensoviel Elemente übrig sind, wie bei den andern Nadelhölzern. Die ersten Tracheïden des Frühjahrsholzes sind in eben dieser Region sehr weit und von unregelmässiger Gestalt. Das steht wohl mit der abnormen Lagerung des Cambiums, welche die plötzliche Verschmälerung des Herbstholzes mit sich bringt, in Zusammenhang. Nach oben hin verschwindet dieser Unterschied bald und die Reste des im alten Jahr gebildeten Holzes verlieren sich in der gewöhnlichen Weise.

Bei den Dicotylen giebt es zunächst wieder eine grosse Anzahl von Gattungen und Arten, deren Jahrringe sich nach oben hin fortdauernd verschmälern und sehr vermindert in der Region der Knospenschuppen ankommen.

Pirus Aucuparia, ebenso *Pirus Malus* zeigen beispielsweise ein solches Verhalten. Zuletzt sind vom Jahresring nur wenige Lagen spiralig verdickter Tracheïden vorhanden.

Bei *Fagus silvatica* wäre hervorzuheben, dass hier im ganzen Verlauf des Jahrestriebes eine breitere Zone von netzförmig verdickten Elementarorganen, innen auch von Spiralgefässen, zu finden ist als sonst. An den Grenzen der Sprosse nehmen die mit Ringen und Spiralbändern versehenen Elemente an Häufigkeit zu und erfüllen bald das ganze Holz, aber nur in der Form von Tracheïden. In diesen Gruppen sieht man auf Querschnitten die Grenze des alten Jahresrings verschwinden, da auch das neugebildete Holz wieder mit ähnlichen engen Gefässen beginnt.

Quercus ist *Fagus* ähnlich. Die Grenze beider Jahresringe erhält sich lange scharf; die Tracheïden des vorjährigen Holzes

sind sehr kurz und eng spiralig, die unteren auch netzförmig verdickt.

Acer Pseudoplatanus ebenso *A. platanoides* hat einen Jahrring, der sich im Gegensatz zu den bisher genannten bis zur Knospenregion nur wenig verschmälert, dann aber rasch abnimmt. Hier sieht man zunächst wieder ein vom Herbstholz sehr deutlich unterschiedenes Frühjahrsholz, dessen Elemente, wie bei *Pinus silvestris*, weiter und von mehr unregelmässiger Gestalt sind als gewöhnlich. (Fig. 3.) In Fig 2 sieht man den Gegensatz verschwinden; es sind nur noch Elemente vorhanden, die in verschiedenen Vegetationsperioden entstanden sind; sie werden aber durch Uebergangsformen verbunden. Die Structuränderung ist bei *Acer* die gewöhnliche der Dicotylen.

Aesculus Hippocastanum unterscheidet sich dadurch von allen andern, dass der Jahrring vom Grunde des Triebes bis zur Region der Spuren der Knospenschuppen sich überhaupt nicht verschmälert, dass dagegen der Durchmesser des Markes von unten an kleiner wird. Namentlich dann nimmt man eine beträchtliche Verjüngung des Markes wahr, wenn die Spuren der beiden gegenständigen Blätter abgegangen sind. Innerhalb der Knospe, wo kurz hintereinander die zahlreichen Spuren der Schuppen ausbiegen, spitzt sich daher das Mark bis zu einer geringen Breite zu und das Xylem biegt sich förmlich nach innen um. Da nun die Knospe von *Aesculus* sehr weit ausgebildet ist, so sind in den Procambiumsträngen der Scheitelregion ziemlich hoch hinauf fertige Tracheïden vorhanden, die durch die Anordnung der letztgebildeten Holztheile in eine gefährliche Lage gerathen. (L. in Fig. 6.) Im Frühjahr nämlich, wenn das junge Meristem danach strebt, das Mark wieder zu erweitern, werden die schon vorhandenen Procambiumstränge des Xylems weiter aus einander gerückt. Dabei ist es gewöhnlich, dass die unteren Theile derselben, in denen sich vom vorhergehenden Jahre her schon fertige Tracheïden finden, mit umgebogen werden. (Schematisch dargestellt in Fig. 6.) Die Fig. 7 giebt das anatomische Bild eines besonders extremen Falles einer solchen Umbiegung. Der alte Jahresring, in schräger Richtung nach dem Marke zu verlaufend, besitzt schliesslich seiner ganzen Breite nach nur noch die engen porenreichen Gefässe, die oben zum Theil durch Tracheïden ersetzt werden. Das Frühjahrsholz besteht hier aus sehr weiten und unregelmässig gestalteten und verbundenen Elementen, worauf schon bei andern Bäumen aufmerksam gemacht werde. Die Umbiegung ist an einer verhältnissmässig tiefen Stelle des Jahrrings um einen nicht unbedeutenden Winkel vor sich gegangen. Man beobachtet, dass innen die Tracheïden stellenweise aus einander gerissen sind, und die Lücke durch Parenchymzellen ausgefüllt ist. In den oberen Theilen sind die Zerstörungen noch grösser; die inneren Tracheïden sind plattgedrückt, ihre Schraubenbänder der Länge nach aufgerollt.

Juglans regia gleicht im Bau ungefähr *Aesculus*, wenn auch die geringe Ausbildung der Knospen im Herbst Zerreissungen oder zu starke Umbiegungen der letzterzeugten Holzelemente verhindert.

Fraxinus. Die Verjüngung erstreckt sich auch hier vorwiegend auf das Mark; aber auch der Holzring büsst namentlich bei der Hängeesche einen Theil seiner Breite ein.

V.

Die Leitungsfähigkeit der Jahresringe.

Es fragt sich nun, wie wir auf Grund der dargelegten anatomischen Befunde die physiologischen Fragen zu beantworten haben, für deren Klarlegung, wie Eingangs erwähnt, die Untersuchung der Grenzen der Jahrestriebe ein besonderes Interesse hat. Das Resultat war: Der Jahrring wird selbst in den Fällen, wo er die Knospenregion ganz unverschmälert erreicht, durch den Einfluss der zahlreichen Spuren der Knospenschuppen so verjüngt, dass er nur mit den primären Elementen des folgenden Internodiums in longitudinaler Verbindung steht. Es wäre aber falsch, aus der Art des histologischen Anschlusses auch gleiche Folgerungen für die physiologischen Verbindungen zu ziehen.

Wenn der Saftverkehr nur auf longitudinale Bahnen angewiesen wäre, würden allerdings die inneren Jahrringe bei der grösseren Zahl unserer Bäume nur einen geringen oder gar keinen Antheil an der Leitung haben können. Die primären Gefässe bleiben bekanntlich nur während der Streckung leistungsfähig, später sind sie theils zerstört, theils mit Luft gefüllt. Auch die letzten Elementarorgane des alten Jahres, die ja in der Structur sich schon vielfach den primären nähern, werden durch die Wirkungen der austreibenden Knospe gewöhnlich zerstört und unbrauchbar gemacht. Thatsachen dieser Art, die bei *Aesculus* ausführlicher beschrieben wurden, kann man auch bei Bäumen mit schmäleren Jahresringen, wie z. B. *Pirus malus*, beobachten. Von den letzten Herbsttracheïden der Grenzregion, die durch Maceration freigelegt wurden, waren die obersten gänzlich aufgerollt, nur die unteren zeigten unverletzte Schraubenbänder.

Die Zerstörung der obersten Herbstelemente bei der Entfaltung der Knospen, die Durchbrechung des Ringes durch die Spuren der Knospenschuppen, die Auflösung in einzelne Gruppen von Gefässen und Tracheïden, deren schiefe Lagerung sowohl in radialer wie in tangentialer Richtung, es sind alles Momente, die eine Leitung in der Längsrichtung auch bei solchen Bäumen, die wie *Acer Pseudoplatanus* sich in Bezug auf den anatomischen Anschluss nicht ungünstig verhalten, sehr erschweren und die Nothwendigkeit eines radialen oder radial-schiefen Saftverkehrs erweisen.

Schon früher wurde auf das Vorhandensein solcher Einrichtungen hingewiesen, die eine Radialverbindung des innersten Jahrrings mit dem äusseren bezwecken. Am auffallendsten ist das Auftreten der engen und reich perforirten Gefässe bei den Dicotylen; in demselben Dienste stehen die Tüpfel auf den Tangentialwänden bei *Picea* und *Abies*, die Quertracheïden von *Pinus silvestris*. Die schon beschriebene Figur 3, Taf. I. zeigt, wie diese perforirten Gefässe gerade da zu finden sind, wo es gilt, in Verbindung mit dem nächsten Frühjahrsholz zu treten.

Der hier aus netzförmig, schraubig oder ringförmig verdickten Tracheïden zusammengesetzte Jahresring erinnert an ähnliche Modificationen des Xylems, die in Laubblättern, Epithemen u. s. w. regelmässig vorkommen. Auch hier sind mehr Tracheïden als Gefässe zu treffen; sie tragen ebenfalls Schraubenbänder oder netzförmig verbundene Leisten. In den Blättern fällt dem Holz neben der Fortleitung des Saftes vorwiegend auch die Aufgabe zu, ihn an die angrenzenden Gewebe abzugeben; dafür scheint namentlich die Art der Verdickung günstig zu sein. Eine ähnliche Bedeutung werden sie auch an den Grenzen der Jahrestriebe haben. Sie geben das Wasser und die darin gelösten Nährsalze an das junge Meristem der Knospe, an das Cambium ab und, wie ihre Verbindung mit dem Frühjahrsholz beweist, auch an den nächsten Jahresring.

Namentlich während der schnellen Verjüngung in der Knospenregion, wo zunächst noch wohlausgebildete und functionsfähig bleibende Gefässe oder Tracheïden liegen, wird nothwendiger Weise ein Theil des emporsteigenden Saftes an das benachbarte Frühjahrsholz abgegeben werden. Die schiefe Lagerung der Elemente, die sich nach dem Marke zu neigen müssen, weil die Knospenschuppen von innen ausbiegen, wird eine seitliche Abgabe der Flüssigkeit begünstigen. Thatsächlich findet man auch bei *Acer* und anderen Bäumen, dass die weiten Frühjahrsgefässe nicht, wie im gewöhnlichen Dickenwachsthum, seitlich neben die Herbstzellen gelegt werden, sondern mit ihrer Basis den schrägliegenden einjährigen Elementen aufgesetzt sind. Die reiche Durchbohrung der letztgenannten befördert den seitlichen Austausch noch weiter.

Man muss sich überhaupt hüten, über die Bedeutung des radialen und tangentialen Saftverkehrs ein allzusehr einschränkendes Urtheil abzugeben. In einem gewissen Umfange wird er, wie die Communication zwischen Gefässen und Tracheïden zeigt, immer vorhanden sein; dass er auch eine erhebliche Steigerung erfahren kann, beweist die Leichtigkeit axillarer Verzweigung. Die Axillarknospen sind bei ihrer seitlichen Befestigung weit mehr auf radiale Versorgung angewiesen als terminale. Wenn sich so zahlreiche Bäume überhaupt nur dieser Verzweigungsart bedienen, so ist das also ein Beweis, dass auf diese Weise dem wachsenden Spross mit derselben Leichtigkeit die Nahrungssäfte zugeführt werden können. Es ist auch noch nachgewiesen*), dass zwischen den einzelnen Jahrringen durch seitliche Berührung von Gefässen oder Tracheïden an den Grenzen immer für eine radiale Verbindung gesorgt ist.

Auch Strasburger giebt zu, dass in den obersten Theilen des Triebes ein regerer radialer Verkehr stattfinden müsse als sonst. Er meint aber, dass diese Förderungsmittel eines seitlichen Durchlasses nur dazu bestimmt seien, das Cambium beim Beginn des Wachsthums mit Nährstoffen zu versorgen, indem er an die

*) Felix Gnentzsch: Ueber radiale Verbindung zweier auf einander folgenden Jahresringe. (Flora. 1888.)

schon von Hartig und Andern bei verschiedenen Bäumen gemachte Beobachtung anknüpft, dass die Cambialthätigkeit im Frühjahr zunächst in den Enden der jüngsten Sprosse beginnt und sich von da aus erst langsam auf die älteren Achsen ausdehnt. Später, meint er, wenn die neugebildete Holzlage breit genug ist, besorgt sie sich selbst von unten her die nöthigen Säfte, und der radiale Austausch hört allmählich auf. Man begreift aber nicht, warum die Verbindung, die zwischen dem ersten Frühlingsholz und dem letzten Herbstholz besteht, später abgebrochen werden soll, weshalb der alte Jahresring, dessen Leitungsfähigkeit man für die Zeit des ersten Austreibens zugiebt, diese im späteren Sommer unvermittelt verlieren soll. Es spricht auch nichts dagegen, dass ein Verkehr in den radialen Bahnen noch bei dem Vorhandensein mehrerer äusserer Ringe stattfindet, nur wird er natürlich mit der Zeit an Lebhaftigkeit abnehmen und schliesslich ganz verschwinden.

Es tritt also allenthalben das Bestreben hervor, an Stelle der sehr oft erschwerten longitudinalen Fortleitung seitliche Verkehrswege zu eröffnen. Im Ganzen wird aber der innere Jahresring vermöge der anatomischen Beschaffenheit seiner obersten Region in den physiologischen Functionen gegen den neu entstandenen äusseren wesentlich zurücktreten. Schwendener hatte, wie zuvor erwähnt, für eine gleichwerthige Gabelung des oberen Ringes in die beiden des nächsten unteren Sprosses als Werth der Leitungsfähigkeit der Ringe von aussen nach innen die Reihe angegeben:

$^1/_2$. $^1/_4$. $^1/_8$. $^1/_{16}$ u. s. w.

Da sich jedoch in der Natur die Saugung niemals gleichwerthig in die beiden nächsten Jahresringe fortsetzen wird, sondern ungleich zu Gunsten des äusseren, so werden wir noch schneller abnehmende Werthe für die einzelnen Ringe annehmen müssen, z. B. bei einer Theilung in $^1/_4$ und $^3/_4$:

$^3/_4$, $^3/_{16}$, $^3/_{64}$, $^3/_{256}$ . . . .

Dabei ist allerdings zu bemerken, dass hier als treibende Kraft des Saftsteigens nur die von oben wirkende Saugung berücksichtigt ist. Da aber nothwendiger Weise noch andere Factoren bei der Emporleitung des Saftes thätig sein müssen, so können innere Jahrringe auch bei schlechter Communication mit dem nächst äusseren daran ihren Antheil haben, so lange sie eben lebendes Parenchym und nicht mit Luft gefüllte Gefässe besitzen.

Die anatomischen Thatsachen also sprechen dafür, dass man es am besten bei dem Satze lässt, der schon von den alten Botanikern aufgestellt wurde: Nur die Jahrringe des Splints sind an der Saftleitung betheiligt und zwar desto weniger, je weiter sie nach innen gelegen sind.

Die Versuche mit farbigen Lösungen zeigen, unbefangen betrachtet, dasselbe. Die äusseren Jahrringe, manchmal nur der äusserste, färben sich zuerst — natürlich, denn hier ist der Luftgehalt am geringsten, die Verschiebbarkeit der Wassersäulen am grössten. Nach innen nimmt die Tinctionsfähigkeit ab.

VI.

Das Mark.

Wie beim Holz ist es auch beim Mark die Anhäufung zahlreicher Blattorgane und die damit verbundene Verkürzung der Internodien, mit der an den Grenzen der Jahrestriebe anatomische Veränderungen beginnen. Hier fangen die Markzellen an, ihre gestreckte Gestalt zu verlieren, sich abzurunden und die reihenförmige, geregelte Anordnung aufzugeben. Oft ist der Uebergang [z. B. bei *Acer*] sehr plötzlich, so dass sich die ersten runden Zellen wie eine Kuppel über die letzten gereihten lagern, bei andern ist der Gegensatz minder scharf. Die Mehrzahl dieser abgerundeten Zellen hat gewöhnlich verdickte, porentragende Wände, im Winter finden sich reichlich Krystalle und Stärke darin. Auch solche Bäume, deren Mark (wie z. B. bei *Juglans*) durch luftführende Lücken gefächert ist, haben hier ein zusammenhängendes, festes Gewebe. Darüber ist in der Knospe das Meristem gelagert, an den Grenzen älterer Triebe beginnen oberwärts wieder gestreckte Zellen. Wenn der Uebergang zwischen beiden Zellarten schroff ist und eine Grenzfläche sich abhebt, so ist diese nach unten gewölbt. Der Unterschied tritt allerdings niemals so stark hervor, wie an der unteren Uebergangsstelle.

Julius Schroeder*) nennt das so unterschiedene, zwischen je zwei Jahrestrieben gelegene Gewebe „Markzwischenstück", Gris**) ähnlich, „moelle interraméale".

Die Höhe dieses Gewebes hängt von der Zahl und der Anordnung der Knospenschuppen ab. Sind sie zahlreich und gehen sie nicht zugleich ab, sondern nach einander, wie es z. B bei Fagus der Fall ist, so kann das Markzwischenstück eine grössere Höhe erreichen.

So verhalten sich die Dicotylen mit geringen Abweichungen.

Die Coniferen haben ein viel schmäleres Mark, dessen Zellen nicht lange lebensfähig bleiben, bald braun werden und sich mit Luft füllen. Am Ende eines Jahrestriebes sind Unregelmässigkeiten insofern bemerkbar, als auch hier die Zellen nicht mehr in Reihen geregelt mit einander verbunden sind. Damit mag in Zusammenhang stehen, dass sie noch früher absterben, zusammenschrumpfen und die gegenseitige Berührung verlieren, als die gewöhnlichen Markzellen. So kann man im Marke von *Taxus* oder *Pinus* das Ende eines Jahressprosses schon mit blossem Auge an der Färbung der Zellen erkennen.

Sehr oft ist dazu in eben dieser Zone das Mark sehr erweitert, sogar um das Dreifache. Es mag das in Beziehung stehen zu der wirteligen Anordnung der Seitenknospen bei den Coniferen, die sich rings um die Terminalknospe stellen, oder noch wahrschein-

---

*) Julius Schroeder: Die Frühjahrsperiode des Ahorns. Pringsheims Jahrbücher. VII. p. 261.

**) Gris, Sur la moelle des plantes ligneuses. Annales des sciences naturelles. Ser. 5. Tome XIV. p. 26.

licher mit der reichlichen Ausstattung der Knospen mit Schuppenblättern, deren Spuren alle dicht über einander abgehen müssen und Abnormitäten im Holzbau hervorrufen. *Picea* und *Abies* namentlich zeichnen sich in dieser Hinsicht aus.

Bei einigen dieser Coniferengattungen nun, nach Fritsch*) bei *Picea*, *Abies*, *Larix* und *Cedrus*, tritt eine eigenthümliche Erscheinung auf. Es findet sich regelmässig am Ende des Jahrestriebes eine Höhle im Mark.

Sie ist bei einem Längsschnitt durch eine Tannen- oder Fichtenknospe ohne Vergrösserung zu erkennen und wird jedenfalls auch älteren Beobachtern aufgefallen sein. Zum ersten Mal ausdrücklich auf sie aufmerksam gemacht hat Caspary. Er hat sie dann durch seinen genannten Schüler bei einer möglichst grossen Anzahl von Coniferenarten untersuchen lassen, aber nur mit dem Gedanken, den systematischen Werth dieses Charakters festzustellen. Die Höhlung ist bei kleinen Zweigen in der Regel weniger deutlich, sehr ausgeprägt dagegen bei den dicken Haupttrieben.

Ueber ihre Entstehung macht Fritsch folgende Angaben: „Sie bildet sich nie durch Zerreissung oder Auflösung von Zellen, aber wohl durch Loslösung ganzer Zellen des Markendes eines Jahrestriebs von dem darüber gelegenen zusammenhängenden Gewebe. Namentlich zwei Gründe lassen sich anführen: Der eine ist in der Veränderung zu suchen, welche die Endzellen im Marke eines Jahrestriebs erleiden. Diese Zellen sind polyedrisch angelegt, runden sich aber später mehr und mehr ab, wodurch grössere Zwischenzellräume auftreten. Dadurch wird ein lebhafterer Saftaustausch der Zellen unter sich und mit dem umgebenden Zellgewebe erschwert, die Zellen vertrocknen, die Intercellularräume vergrössern sich und bilden in ihrer Gesammtheit die Lücke.“ Der zweite Grund liegt nach Fritsch im Wachsthum des Holzkörpers, dessen Zellen sich nach ihrer Anlage bedeutend in die Länge strecken. Hierdurch werden die obersten, zusammenhängenden, an der Markscheide befestigten Zellen von den nicht mehr streckungsfähigen Markzellen des Triebendes entfernt.

Ueber diese nachträgliche Streckung des Xylems bringt Fritsch nichts Näheres bei. Sie ist sicher unmöglich, sobald fertige Holzelemente vorhanden sind; so lange diese sich aber noch nicht ausgebildet haben, wird unter gewöhnlichen Verhältnissen noch das ganze Gewebe einschliesslich des Marks wachsthumsfähig sein; eine Lücke könnte sich also auch nicht bilden. Auch die Entstehung von Zwischenzellräumen und die Loslösung einzelner Zellen wird nicht diejenige Rolle spielen, die ihr zugeschrieben wird, sondern es sind dabei noch andere Erscheinungen zu berücksichtigen.

Gerade bei diesen Coniferen ist, darauf wurde früher hingewiesen, das Längenwachsthum im Frühjahr schnell vollendet, nur so lange es andauert, scheinen die Zellen des Markes lebensfähig

---

*) Carl Fritsch, Die Marklücke der Coniferen. Schr. d. phys. ökon. Gesellschaft in Königsberg. 1885. p. 45.

zu bleiben und sich am Wachsthum zu betheiligen. In der darauf folgenden zweiten Periode des Sommers, die vorwiegend dem Dickenwachsthum und der weiteren Ausbildung der Knospe gewidmet ist, verlieren die Zellen des Marks allmählich ihren Turgor und sterben ab; an den Grenzen des Triebes lösen sie sich los und schrumpfen zusammen, da sie wegen der Verkürzung der Internodien minder ausgebildet sind, die darunter gelegenen Zellen aber bleiben mit einander in Verbindung; nur verliert das ganze Gewebe allmählich den Turgor und sinkt, da es ja seitlich am Holze befestigt ist, in der Mitte ein. Die Einsenkung kann eine recht beträchtliche sein, denn gerade an dieser Stelle tritt bei denselben Coniferen die beschriebene Erweiterung des Marks ein.

Wieder bei diesen Gattungen findet sich nun noch eine andere Eigenthümlichkeit. Die noch über den schnell absterbenden Zellen gelegenen Schichten, also der oberste Theil des „Markzwischenstückes", sind ganz im Gegensatz zu den andern ausserordentlich verdickt und zu einem festen Gewebe verbunden. Sie stellen eine vollkommene Scheidewand dar, die von der Markscheide her etwas schräg nach oben ansteigt; bei kleineren Zweigen bildet sie ein vollkommenes Gewölbe, bei älteren ist sie in der Mitte gewöhnlich etwas eingedrückt. Die namentlich in den unteren Reihen enorm verdickten Zellen sind in der Querrichtung gestreckt und hängen fest zusammen. Nach oben hin runden sie sich ab, werden dünnwandiger und stehen durch zahlreiche Poren mit einander in Verbindung. Fig. 5 gibt das Bild eines Theils einer solchen Scheidewand bei *Picea excelsa*.

Das Diaphragma wird schon in den älteren Werken von Schacht u. s. w. als Grenze der Jahrestriebe erwähnt und abgebildet, wenn Tannen- oder Fichtenknospen beschrieben werden. Wigand*) bespricht es genauer und nennt es „Knospenglied", weil es ein vollkommen unentwickeltes Internodium wäre. Es ist möglich, dass die Höhe der Scheidewand gerade der eines verkürzten Internodiums entspricht; bei dem unregelmässigen Abgang der Blattspuren wäre es aber schwierig, das hier mit Sicherheit nachzuweisen. Busse**) wiederholt Wigand's Angaben und bringt einige Mittheilungen über die Entstehung dieses sklerotischen Gewebes bei *Abies*. Es bildet sich aus Zellen, die schon früh durch ihre tafelförmig gestreckte Gestalt auffallen und immer stärkefrei bleiben. Beobachtungen über die Loslösung der Scheidewand von den Markzellen hat er auch nicht gemacht.

Welchen Zwecken dient nun dieses Gewebe? Vielleicht gestattet die Thatsache einen Schluss auf seine Function, dass es nur bei denjenigen Coniferen vorkommt, die auch eine Marklücke besitzen. Bei *Aesculus* wurde früher darauf aufmerksam gemacht, dass das junge Theilungsgewebe der Knospe im Frühjahre nicht

---

*) Wigand, der Baum. p. 38.
**) W. Busse. Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Jahresperiode der Weisstanne (Abies alba Will.). Flora 1893. p. 120.

unbedeutende Druckkräfte entfaltet, durch die es im Wege liegende Gewebe zerreissen und Einzelelemente zerstören kann. Das Knospenmeristem liegt genau über dem Marke; bei jenen vier Gattungen der Coniferen muss es also gerade über der Marklücke gelegen sein und kann nur seitlich an den obersten Theilen von Holz und Rinde einen Halt suchen; auch das wird noch dadurch erschwert, dass der Hohlcylinder des Holzes sich nach unten erweitert und an der Befestigungsstelle der Seitenknospen Lücken zeigt. Man sieht ein, dass hier nothwendiger Weise eine Basis vorhanden sein muss, auf die gestützt das Theilungsgewebe beim Erwachen der Vegetation seine Thätigkeit beginnen kann. Dazu dienen eben die zusammenhängenden Zellen der Scheidewand.

Allerdings giebt Fritsch für *Cedrus Deodora* an, dass hier zwar eine Marklücke, aber keine Scheidewand vorhanden sei. Eine Untersuchung dieser Pflanze zeigt zunächst, dass das Mark noch schmäler ist als bei anderen Coniferen und dass die auffallende Erweiterung in der Knospenregion, die bei *Picea* und *Abies* die Lücke noch vergrössert, sich hier nicht findet. Da also die seitlichen Widerlager nahe bei einander liegen, so wird eine feste untere Grundlage für das Meristem hier eher entbehrlich sein, als bei den andern. Aber es lässt sich auch bei *Cedrus* die Anlage einer Scheidewand erkennen, wenn sie auch aus minder verdickten und porenreichen Zellen besteht. Sie heben sich aber deutlich als Wölbung ab und hängen zusammen wie die Zellen einer regelmässigen Scheidewand.

Auch Gründe anderer Art für diese Einrichtung liessen sich anführen. Bei den Dicotylen und den Coniferen dienen die obersten Markzellen der Speicherung der Stärke und anderer Nährstoffe, die beim Austreiben der Knospe Verwendung finden sollen. Das Markzwischenstück stellt deshalb ein Gewebe dicht zusammenhängender, durch Poren in Verbindung stehender Zellen dar. Bei denjenigen Nadelhölzern, die eine Marklücke haben, scheinen diese obersten Zellen zu denselben Leistungen bestimmt zu sein. Aber bei den geschilderten Wachsthumsverhältnissen dieser Bäume bestände die Gefahr, dass der Verband der Zellen gelockert und die einzelnen unbrauchbar gemacht würden, wenn sie nicht durch besondere Einrichtungen zusammengehalten werden.

VII.

Die Ablenkung der Markstrahlen.

Die Markstrahlen verlaufen im Allgemeinen, wie mediane Längsschnitte zeigen, in gerader Linie rechtwinklig zur Faserung des Holzes. Ablenkungen in der Querrichtung sind seit längerer Zeit beschrieben und auf die Excentricität des Wachsthums zurückgeführt. An den Grenzen der Jahrestriebe treten nun, bedingt durch die daselbst herrschenden Aenderungen des Wachsthums, Krümmungen der Markstrahlen in der Längsrichtung auf.

Deutlich wahrnehmbar sind sie nur bei denjenigen Hölzern, die noch mit einem Jahrring von genügender Breite in die Region

der Knospenschuppen treten. Zur Untersuchung eignen sich daher Bäume wie *Aesculus Hippocastanum*, *Pinus silvestis*, *Juglans regia*, *Acer Pseudoplatanus* u. a., bei den übrigen sind die Ablenkungen entweder undeutlich oder gar nicht erkennbar. Sie kommen dadurch zu Stande, dass der Markstrahl zugleich durch den alten, hier oben unter abnormen Verhältnissen sich aufbauenden Jahrring und den neuen geht, der den Wirkungen des wieder beginnenden Längenwachsthums ausgesetzt ist.

Bei der Beschreibung der Abweichungen muss hier nothwendiger Weise auch das Verhalten in der Rinde berücksichtigt werden.

Wir betrachten die Grenze des einjährigen und zweijährigen Triebes; der junge Spross, also auch der zweite Jahrring des zweijährigen, sei noch in Entwickelung begriffen.

Es treten wohl unterhalb wie oberhalb des Triebes Ablenkungen auf. Beide gehen auf verschiedene Ursachen zurück und sind streng von einander zu unterscheiden.

Im alten Triebe sind es die nachstehenden:

Im Marke sind die Zellreihen, deren Fortsetzung ja die Markstrahlen bilden, so geordnet, dass sie sich nach oben hin wölben, also von der Mitte an beiderseits nach dem Holze hin abwärts verlaufen. Auch die Markstrahlen suchen noch innerhalb der primären Gefässe diese Richtung beizubehalten, bis sie, mehr und mehr zwischen den Holzzellen eingekeilt, sich zunächst horizontal lagern, dann sogar emporsteigen.

Sie haben im Holze zunächst den alten, hier sehr schnell an Breite abnehmenden Jahrring zu passiren, dann den in Bildung begriffenen zweiten. Der alte Jahrring neigt sich, je schmäler er wird, mehr und mehr nach innen. Der Abgang der Gefässbündel in die Knospenschuppen, zum Theil auch die Verengerung des Marks haben diese abnorme Lagerung im Gefolge. Da nun die Markstrahlen immer das Bestreben haben, die Faserungsrichtung des Holzes unter einem rechten Winkel zu schneiden, so müssen sie hier vom Marke aus ansteigen; je nach der Neigung des Holzes wird die Emporhebung mehr oder minder schroff sein. Erst wenn sie in den zweiten Jahrring getreten sind, folgen sie wieder der Querrichtung, aber auch hier erst in den späteren Schichten. Die Frühjahrszellen des neuen Jahrrings behalten noch die Richtung der im Herbst erzeugten bei.

In der Rinde ist das Verhalten wieder ein anderes. Die Reihen erreichen im äusseren Cambium den Höhepunkt; im Phloëm senken sie sich wieder, wenn auch nicht so beträchtlich, wie sie im Holze angestiegen waren. Die zu gleicher Zeit entstandenen innersten Markstrahlzellen des Holzes und die äussersten der Rinde liegen also ungefähr auf gleicher Höhe, alle jüngeren höher. Daraus folgt: Die einmal gebildeten Zellen verändern ihre Lage nicht wesentlich; die Ablenkung geht vom jungen Xylem und Phloem aus, eben in dem Bestreben, eine rechtwinklige Schneidung der Markstrahlen herbeizuführen.

Das sind die Abweichungen unterhalb der Grenze des Triebes, die durch das Verhalten des alten Jahresrings bestimmt sind. Sie

lassen sich am besten bei *Aesculus* übersehen, schon weil hier die Spuren der Knospenschuppen sehr gedrängt über einander abgehen, dadurch werden alle Unregelmässigkeiten extremer. Ist dieselbe Region, wie bei *Acer*, mehr ausgezogen, so ist die Erscheinung nicht so übersichtlich, aber auch erkennbar.

Im neuen Trieb oberhalb der Grenze tritt ganz unverkennbar der Einfluss eines starken Rindenwachsthums hervor. Das Verhalten der Parenchymreihen in Mark, Holz und Rinde ist das folgende:

Im Mark steigen die Reihen, wie man es bei den *Pirus*-Arten, bei *Fagus* oder *Acer*, undeutlich auch bei *Aesculus*, sehen kann, von der Mitte nach dem Holze zu hinan, sie kehren ihre Concavität nach oben.

Das Holz nimmt, indem das Mark sich wieder erweitert, die regelmässige Lage ein. Die Markstrahlen aber sind auch hier emporgehoben und verlaufen ungefähr in derselben Richtung, die sie im alten Triebe hatten. Infolge dessen schneiden sie die Faserung des Holzes unter einem spitzen Winkel. Wenn sie in der Rinde angelangt sind, liegen sie entweder ganz horizontal oder steigen, in erster Linie in den äusseren Schichten, noch um Weniges hinan.

Hier also bemerkt man nichts mehr von der Neigung der Markstrahlen, die Faserung des Holzes rechtwinklig zu schneiden.

Dagegen zeigt der Verlauf der Parenchymreihen in der Rinde, dass dort eine sehr lebhafte Streckung stattfinden muss. Die äussersten Zellen im Phloëm liegen ebenso hoch, wie die dem Cambium benachbarten derselben Reihe. Da sie ursprünglich niedriger lagen, wie die Anordnung der zu gleicher Zeit entstandenen Markstrahlzellen im Xylem beweist, so muss hier noch ein nachträgliches Längenwachsthum eingetreten sein. Mit dieser Streckung der Rinde steht wohl auch die Emporhebung des Markstrahls im Xylem im Zusammenhang. Nur die Zellen, die noch zwischen den innersten, schon im Vorjahre gebildeten Ring- und Spiralgefässen liegen, können nicht mehr verschoben werden. Die Schrägstellung wird aber eben dadurch gesteigert, dass sich die neuen Zellen an die schon im Herbst gebildeten anschliessen müssen, auf der einen Seite fest liegen, auf der andern der Wirkung des Längenwachsthums ausgesetzt sind.

Die Anordnung der Zellreihen im Mark, die nach aussen hin am meisten emporgehoben sind, beweist ebenfalls, dass die Neigung zur Längsstreckung nach aussen zunimmt. In der Rinde, die ja bei der Anlage der Procambiumstränge mit dem Marke ein zusammenhängendes parenchymatisches Gewebe bildete, ereichte diese Tendenz ihren Höhepunkt.

VIII.

Schluss.

Die Veränderungen, die sich im Holz und Mark an den Grenzen der Jahrestriebe finden, sind etwa die folgenden:

Im Holz vermindert sich die Breite des Jahresrings sehr schnell, sobald er in die Region der Knospenschuppen gekommen ist. Die Einzelelemente werden kürzer und enger, auch bei den dicotylen sind es ausser den parenchymatischen Elementen nur Tracheïden. Zugleich wiegt die netzförmige, in den obersten Theilen auch die schraubige Verdickungsform vor. Ueberall lässt sich das Bestreben erkennen, eine Erleichterung der radialen Verbindungen mit dem nächsten Jahresring herzustellen. Zwischen den Holzzellen des Frühjahrs und denen des Herbstes besteht gewöhnlich ein deutlicher Gegensatz. In den äussersten Grenzen des Jahresrings aber verwischt die trennende Linie sich in der Form, dass die neugebildeten Frühjahrsorgane in der Grösse des Lumens und der Gestalt den letztgebildeten des Herbstes ähnlich sind. Die Verschmälerung des Jahresrings beginnt, sobald die Spuren der Knospenschuppen abgehen. Bei den meisten Bäumen verjüngt er sich schon in der Laubblattregion beständig, so dass er sehr reducirt bei den Knospenschuppen ankommt, bei einigen, vor Allem bei *Aesculus*, behält er bis dahin seine ursprüngliche Breite bei.

Im Marke hört die reihenförmige Anordnung der Zellen auf. In der Region der Knospenschuppen liegt das Markzwischenstück, ein Gewebe eng an einander schliessender und porenreicher Zellen, die im Winter mit Stärke gefüllt sind. Sehr abweichend verhalten sich gewisse Coniferengattungen. Am Ende des Triebes schrumpft hier das Mark vollständig, es bildet sich eine Lücke und über ihr als Basis der Knospe eine Scheidewand aus verdickten Zellen. Auf dieser festen Unterlage beginnt die Knospe im Frühjahr ihre Theilungen. Die Verschiedenheit der Wachsthumsintensität im Frühjahr und im Herbst äussert sich auch auf die Markstrahlen; es entstehen Ablenkungen von der horizontalen Richtung nach oben oder unten.

Man kann fragen, ob diese anatomischen Abweichungen an den Grenzen der Jahrestriebe sich auf bestimmte Ursachen zurückführen lassen. Zum Theil sind gewiss solche Beziehungen vorhanden. Früher wurde wiederholt darauf hingewiesen, wie manche der Unregelmässigkeiten im innern Bau mit der Knospenbildung in einem deutlichen Zusammenhang stehen. Die unregelmässige Lagerung der obersten Elementarorgane im Holze, der abnorme Bau des Markes, die Entstehung der Marklücke bei manchen Coniferengattungen, alles liess sich als eine Folge der Schuppenbildung der Verkürzung vieler Internodien auffassen.

Einige der Eigenthümlichkeiten sind also jedenfalls nur Nebenwirkungen der äusseren Umgestaltungen; andere aber zeigen deutlich den Charakter selbstständiger zweckmässiger Einrichtungen. Im Holze ist es die Verdickungsart der Gefässe, die eine Erleichterung des Saftverkehrs zwischen dem alten und neuen Jahrring herbeiführt, im Mark der Bau der Scheidewand aus sklerenchymatischen Zellen.

Daraus geht hervor, wie complicirt die Gesetze des Wachsthums im Einzelnen sein müssen, wie schwer es ist, bestimmte Veränderungen im innern Bau mit äusseren Abweichungen in Beziehung zu bringen. Es ist nicht überflüssig, darauf aufmerksam zu machen,

weil man bei der Erklärung der analogen Erscheinung im Dickenwachsthum der Jahrringbildung immer geneigt gewesen ist, einen sehr einfachen Zusammenhang anzunehmen. Hartig erklärt die Entstehung der Jahrringe aus dem Ueberfluss an Nährstoffen, der im Herbst vorhanden sein soll, Wieler umgekehrt aus dem zu dieser Zeit herrschenden Nahrungsmangel. Es lässt sich schwer widerlegen, dass ein Verhältniss solcher Art statthat, aber auch schwer ein Weg angeben, auf dem die Richtigkeit dieser Behauptung bewiesen werden könnte.

Offenbar liegen schon dem periodischen Längenwachsthum verschiedene Ursachen zu Grunde. Die Jahrestriebbildung ist nicht immer eine einfache Folge der Unterbrechung der Vegetation durch die Winterruhe. Wenn *Aesculus* seine Streckung schon im Juni beendet, so ist dies die Wirkung einer an sich vorhandenen Periodicität, die mit der im Herbst eintretenden Einstellung des Wachsthums nichts zu thun hat. Damit stimmt auch die Thatsache überein, dass in den immer feuchten Urwäldern der Tropen eine Anzahl von Bäumen ein ausgesprochen periodisches Wachsthum besitzt, obwohl die Nothwendigkeit einer Einstellung der Vegetation und einer Knospenbildung nicht vorliegt. Es wäre interessant, wenn man erfahren könnte, wie diese Pflanzen sich in der Jahrringbildung verhalten und welcher Art der anatomische Bau des Grenzgebietes der Triebe ist.

Vorstehende Arbeit wurde während des Jahres 1893 im botanischen Institut der Universität Berlin auf die Anregung des Herrn Geh. Regierungsrathes Prof Schwendener angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, diesem meinem hochverehrten Lehrer für die vielfache wissenschaftliche Förderung, die ich von ihm erfahren habe, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. Auch Herrn Dr. A. Weisse bin ich für das liebenswürdige Interesse, das er dem Fortgange meiner Arbeit entgegenbrachte, zu Dank verpflichtet.

Erklärung der Tafel.

Figur 1. Querschnitt durch eine Knospe von *Acer Pseudoplatanus*. Die verdickten Zellen sind die letzten Holzelemente. P die begleitenden dünnwandigen Zellen. MS Markstrahlzellen. C Cambium. M. Mark. Vergr. 540:1.

Figur 2. Querschnitt durch das Grenzgebiet zweier Triebe bei *Acer Pseudoplatanus*. Innen die engen Zellen Reste des alten Jahrrings. M Mark.

Figur 3. Ein ähnlicher Schnitt; der alte Jahrring ist noch breiter. M Mark. MS Markstrahlen.

Figur 4. Ein tangentialer Längsschnitt durch eine Knospe desselben Baumes. MS Markstrahlen. P die in den übrigen Figuren ebenso bezeichneten, jetzt im Längsschnitt getroffenen Zellen. Vergr. 540:1.

Figur 5. Medianer Längsschnitt durch die Markscheidewand von *Picea excelsa*. Vergr. 540:1.

Figur 6. Schematische Darstellung des Verlaufs der Faserung und der Ablenkung der Markstrahlen auf einem medianen Längsschnitt bei *Aesculus*. L die Lagerung der ältesten Holzzellen vor dem Austreiben der Knospe. C Cambium R Rinde. I. ältester Jahrring. II. zweiter Jahrring.

Figur 7. Medianer Längsschnitt durch die Grenzregion von *Aesculus Hippocastanum*. M. das Mark.

Thesen.

I.

Die bisherigen Erklärungsversuche der Bildung der Jahresringe sind unzureichend.

II.

Es liegt kein zwingender Grund vor, den Aufstieg des Saftes im Stamme der Bäume auf den oder die äussersten Jahresringe zu beschränken.

III.

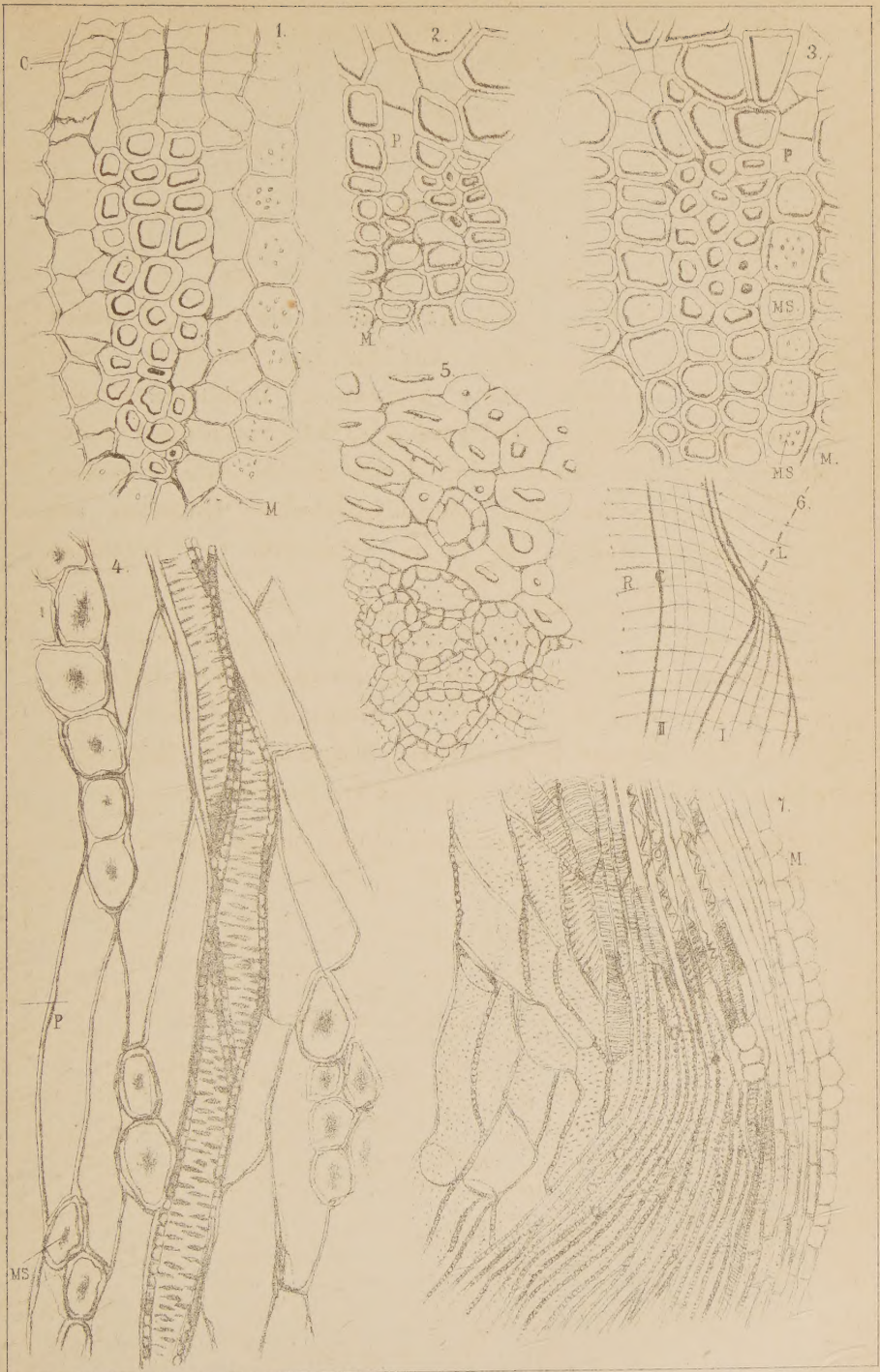
Bisher ist es nicht gelungen, das Saftsteigen auf die bekannten physikalischen Kräfte zurückzuführen.

Vita.

Natus sum Eduardus Jahn Berolini die vicesimo mensis Maii anni h. s. LXXI. Fidei addictus sum catholicae. Frequentavi per duodecim annos gymnasium Berolinense quod vocatur Fridericianum. Vere anni h. s. XC testimonium maturitatis adeptus, cum die vicesimo tertio mensis Aprilis numero civium academicorum Almae Matris Fridericae Guilelmae adscriptus essem, studiis cum rerum naturalium tum botanicae operam dedi.

Praeceptores mihi fuerunt academici professores et privatim docentes: Ascherson, DuBois-Reymond, Dames, Dilthey, Engler, Friedheim, Günther †, Hensel, C. Klein, Kny, Korschelt, Kundt †, Landolt, Magnus, de Martens, Paulsen, Sell, Schulze, Schumann, Schwendener.

Quibus omnibus viris doctissimis optime de me meritis gratias ago maximas semperque habebo.



E. Jahn, (gez).

Gebr. Gotthelft, Cassel.